STATENS VÄXTSKYDDSANSTALT
MEDDELANDE N:r 52

COMMONWEALTH ENTOMOLOGY LIBRARY
25 JAN 1949
SERIAL Eu. 103A
SEPARATE

BIDRAG TILL KÄNNEDOMEN OM POTATISKRÄFTSVAMPENS (*Synchytrium endobioticum* [SCHILB.] *Perc.*) BIOLOGI

AV

K. BJÖRLING

ENGLISH SUMMARY

STOCKHOLM 1948

STATENS VÄXTSKYDDSANSTALT
MEDDELANDE N:r 52

BIDRAG TILL KÄNNEDOMEN OM POTATISKRÄFTSVAMPENS (*Synchytrium endobioticum* [SCHILB.] *Perc.*) BIOLOGI

AV

K. BJÖRLING

ENGLISH SUMMARY

STOCKHOLM 1948

Emil Kihlströms Tryckeri A.-B.
Stockholm 1948
32862

Inledning.

Talrika större arbeten rörande potatiskräftans biologi och bekämpning publicerades under 1920-talet och förra hälften av 1930-talet i Tyskland, England och de skandinaviska länderna. Under det senaste decenniet ha endast ett fåtal smärre uppsatser i detta ämne offentliggjorts. Anledningen till detta starkt minskade forskningsintresse för en så betydelsefull växtsjukdom som potatiskräftan torde framför allt vara, att man numera i de berörda länderna enats om, att den enda framkomliga bekämpningsvägen utgöres av odling av mot sjukdomen motståndskraftiga potatissorter. Vidare ha ett stort antal dylika, även ur andra synpunkter värdefulla sorter kunnat ställas till odlarnas förfogande och slutligen äro nedärvningsförhållande och mekanism hos värdväxtens motståndskraft i stort sett klarlagda. En ytterligare anledning till det minskade antalet publikationer angående potatiskräftan är, att den främste specialisten på området, den tyske växtpatologen E. Köhler på grund av andra forskningsuppgifter blivit nödsakad avbryta sitt arbete innan detta fullföljts (Köhler 1936).

För vårt lands vidkommande har det av växtskyddsanstalten under det senaste decenniet utförda arbetet rörande potatiskräftans bekämpande i huvudsak bedrivits efter två linjer. Å ena sidan försiggår en fortlöpande övervakning av att endast motståndskraftiga (immuna) potatissorter odlas inom skyddsområden och smittförklarade områden. Vidare uppspåras och inregistreras nya fall av sjukdomen i övriga delar av riket. Å andra sidan utföres vid anstalten årliga resistensprövningar av det inhemska förädlingsmaterialet av potatis dels genom direkta infektioner i växthus dels genom fältförsök på starkt nedsmittad jord. I samband med dessa rutinmässiga prövningar ha en del iakttagelser och några specialförsök utförts, vilka kunna belysa vissa hittills outredda avsnitt i potatiskräftsvampens biologi. För att underlätta förståelsen av den följande redogörelsen för dessa försök har före densamma en kortare översikt av vår nuvarande kännedom om sjukdomens orsak och förlopp ansetts motiverad.

Potatiskräftsvampen, *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. tillhör den lågtstående svampgruppen Archimycetes. Den är en obligat, intracellulär parasit, som i alla utvecklingsstadier saknar mycel. Thallus utgöres i mognadsstadiet antingen av en tunnväggig sorus (sporangiesamling) eller av en tjockväggig vilspor, vilka båda innehålla haploida, nakna svärm-

sporer försedda med en cilie. Svampens övervintring säkerställes av vilsporerna, vilka efter sönderfall av angripna vävnadspartier hos värdväxten komma ut i jorden och där kunna bibehålla sin grobarhet ända upp till 17 år (HOLMBERG 1946). Vilsporens groning försiggår under reduktionsdelning och bildning av svärmsporer. Dessa kunna inträngа direkt i epidermisceller på underjordiska stampartier (groddar, stoloner) hos potatisplantan. Efter 12—14 dagar utvecklas på mottagliga sorter ytligt liggande sori innehållande nya svärmsporer, vilka, sedan sporangierna i sori brustit genom vattenupptagande, omedelbart giva upphov till sekundära infektioner i närliggande värdväxtceller. Parasitens tillväxt utlöser en starkt stegrad celldelningshastighet i den kringliggande värdväxtvävnaden. Under förutsättning att täta och upprepade infektioner inträffa i närheten av en vegetationspunkt, bildas en tumör av ofta ansenliga dimensioner (kräftsvulst). Detta är svampens vanligaste utvecklingstyp under sommaren.

I vissa fall, i synnerhet då svärmsporerna härstamma från sori i äldre tumörer, sker före nyinfektionen parvisa kopulationer mellan till gameter omstämda svärmsporer. Den med två cilier försedda zygoten inträngер på samma sätt som svärmsporen i en epidermiscell men utvecklas icke till sorus utan till en vilspor. I motsats till de ytligt liggande sori förskjutes vilsporen genom upprepade delningar i värdcellen till djupare liggande cellskikt.

Tumörerna ha en i jämförelse med normala potatisvävnader nedsatt motståndskraft mot angrepp av olika insektlarver samt diverse, svagt parasitära svampar och bakterier. De ombildas ofta redan innan vegetationstidens slut till svarta jordliknande massor, vid vilkas sönderfall de tjockväggiga vilsporerna frigöras och kvarstanna i marken.

Motståndskraften hos de immuna potatissorterna grundar sig på en överkänslighetsreaktion hos värdväxten (KÖHLER 1932). Svärmsporer och zygoter inträngа i epidermisceller på samma sätt som hos mottagliga sorter, men deras utveckling till normala sori eller vilsporer avbryts förr eller senare genom häftiga cellulärpatologiska (nekrotiska) reaktioner antingen direkt i de infekterade värdväxtcellerna eller i deras närmaste omgivning. Genom att innehållet i de berörda potatiscellerna dör, förstöres det för den obligata parasiten nödvändiga substratet. Enl. KÖHLER (1932) kan man skilja på akut nekrogen abortering, i vilket fall endast den infekterade cellen dör, ofta redan efter några timmar, och kronisk abortering, då kringliggande celler efter några dagar till några veckor dö under korkbildning och isolera infektionspunkten från den friska omgivningen. Det senare fallet är ofta kombinerat med en avstötning av det förkorkade vävnadspartiet innehållande sjukdomshärden. Med hänsyn till den kroniska typens snabbare eller långsammare förlopp återfinner man i de aborterande vävnadspartierna olika mognadsstadier av parasiten, från några dagar gamla

encelliga thalli till enstaka fullmogna sori, (eller mera sällan vilsporer då det här är fråga om resultatet av primärinfektioner). Dylika variationer i reaktionsbild äro visserligen i stort sett sortbundna, men förekomma dessutom i viss grad på samma planta inom en och samma sort beroende på om de ursprungliga infektionerna träffat yngre eller äldre vävnadspartier. I senare fallet förlöper den nekrogena reaktionen snabbare. Även hos de potatissorter, där den kroniska aborteringen insätter vid en så sen tidpunkt, att en del fullmogna stadier av parasiten hunnit bildas, är dock denna berövad möjligheterna till sekundära och tertiära infektioner, vilka utgöra förutsättningen för påtaglig tumörbildning och praktiskt betydelsefull spridning av sjukdomen (fältimmunitet). De obetydliga och helt ytliga skador som i kräftsmittad jord tillfogas en motståndskraftig potatissort genom *Synchytrium*infektioner följda av akuta eller kroniska aborteringar påverka icke märkbart tillväxten eller avkastningsförmågan hos sorten i fråga.

Resistensförädlingen gentemot åtskilliga av kulturväxternas viktigare parasitsvampar (rost, sot, mjöldagg, bladmögel m. fl.) har i många fall varit framgångsrik, men i allmänhet komplicerats av det förhållandet att så gott som samtliga av dessa parasiter uppträda i ett större eller mindre antal strängt specialiserade, patogena raser. En mot en eller flera raser resistent värdväxtsort kan i dessa fall angripas av andra vid förädlingsarbetet icke använda eller i andra länder befintliga raser. Fall äro vidare kända då förskjutningar inom ett områdes raspopulation förorsakats av en intensiv odling av en värdväxtsort, resistent mot en eller flera vid utgångsläget dominerande raser. Härigenom ha en eller flera förut lågfrekventa och ej observerade eller som ofarliga betraktade raser av samma parasitsvamp fått tillfälle till stark förökning och efter några år svårt angripit den ursprungligen resistenta värdväxtsorten (Roehmer, Fuchs, Isenbeck, 1938 p. 40). Ett undantag från denna regel utgör potatiskräftsvampen i i så måtto, att hittills, utom i ett par från Tyskland år 1942 rapporterade fall (se sid. 17), icke någon fysiologisk rasspecialisering kunnat påvisas hos *Synchytrium endobioticum*. Den vegetativa förökningen hos potatisplantan säkerställer vidare den genetiskt betingade kräftimmunitetens konstans så länge yttringar av patogen variation hos *Synchytrium* gentemot det nu odlade potatissortimentet saknas. Om en eller flera nya, kvalitativt avvikande raser av potatiskräftsvampen uppträdde i hög frekvens, skulle den nu under tillfredsställande kontroll varande bekämpningen av denna sjukdom råka i ett prekärt läge.

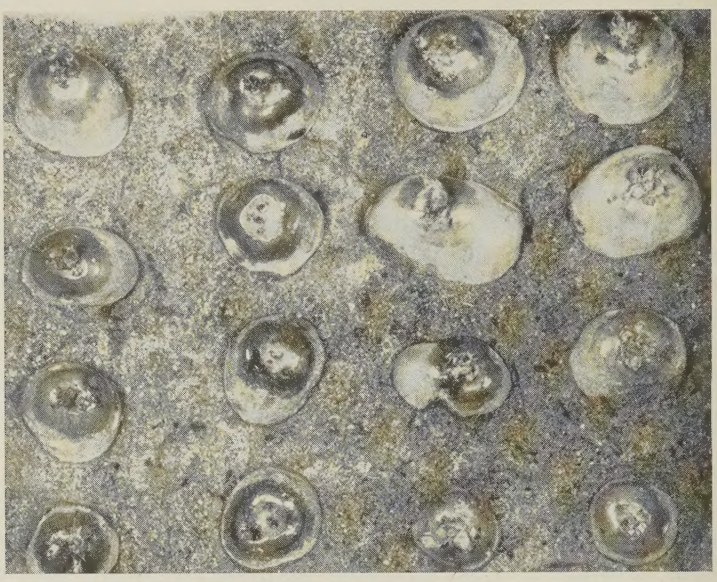

Fig. 1. Potatisknölar 4 veckor efter kräftinfektion. I första vertikalraden till vänster en immun sort utan tumörer, i andra raden en mottaglig med små, och i de båda högra två mottagliga sorter med större tumörer.

Potato tubers 4 weeks after wart infection. In the first vertical line to the left an immune variety without tumours, in the second a susceptible one with small, and in the two right lines two susceptible varieties with larger tumours.

Egna undersökningar.

Metodik. Årliga kräftresistensprövningar av det svenska förädlingsmaterialet av potatis har pågått i växthus sedan 1936. Till och med år 1942 utfördes dessa enligt det av LEMMERZAHL (1930, 1931), anvisade förfaringssättet, i vilket infektionsmaterialet utgöres av mogna sori i motsats till äldre metoder, där vilsporer använts. Den LEMMERZAHLska metoden är emellertid ganska arbetskrävande om ett större antal potatissorter skola prövas på begränsad tid, enär varje infekterad knöl efter inkubationstidens slut måste uppgrävas och rentvättas från sand eller jord före granskningen. Metodens säkerhet ökas om groddarna vid infektionstillfället ha en längd av 1—2 mm. (BJÖRLING 1939).

Från och med år 1943 ändrades metodiken i så måtto, att jordtäckningen av de infekterade knölarna slopades (Fig. 1, 2). Tillräckligt hög luftfuktighet erhålles om lådor eller fröfat de närmaste veckorna efter infektionen äro täckta med träeller masonitskivor. Jämförande försök mellan den ursprungliga och den förändrade metodiken visade, att den senare är bekvämare, tidsbesparande och minst lika säker som den förra. De infekterande groddarna kunna med lämpliga tidsintervall ostört granskas med lupp under hela inkubationstiden och mottagliga sorter borttagas, så snart säkra tumörer med sori bildats. Med denna förändrade metodik kan vidare en ytterligare infektion företagas några dygn efter den ursprungliga, varigenom vinnes att praktiskt taget samtliga groddar hos mottagliga

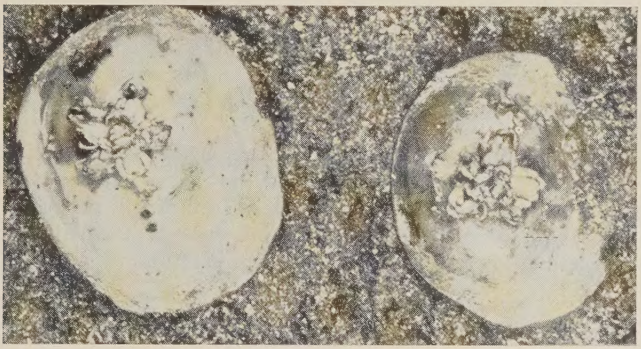

Fig. 2. Två knölar av en mottaglig sort (Kathadin) med starkt deformerade groddar och tumörer.

Two tubers of a susceptible variety (Kathadin) with strongly deformed sprouts and tumours.

sorter reagera med tumörer, under förutsättning att groddarna vid infektionen varit friska och av lämplig storlek.

För att uppnå fullgoda resultat böra prövningarna, som med hänsyn till potatisens groningsmognad lämpligen företagas under tiden januari—maj, utföras på följande sätt. Potatisknölarna förgros i fuktig sand några-flera dygn, så att färska 1—2 mm. långa mörkergroddar utvecklas. Knölarna placeras radvis i trälådor eller fröfat med fuktig sand. Ett öga per knöl med en-flera lämpliga groddar inringas med het vaselin. Övriga groddar förstöras. Sedan de inringade groddarna med hjälp av en droppflaska täckts med destillerat vatten placeras ett 2—5 mm. stort tumörstycke innehållande mogna sori så, att dessa komma i direkt kontakt med grodden. Mogna sori återfinnas i de perifera delarna av tumörer i åldern 12—14, 24—28, 36—42 dygn, om de utvecklats vid en temperatur av 15—25° C. Sorusfrekvensen avtar snabbt i ännu äldre tumörer, vilka företrädesvis innehålla vilsporer. Infektionstiden bör vara minst 4, högst 24 timmar. Samma infektionsmaterial kan användas till flera olika groddar under sammanlagt 2 dygn utan att resultatet försämras. Temperaturen får under infektionsperioden icke överstiga 18°, lämpligen 14—18°, men kan därefter utan olägenhet periodvis stiga till 35° utan att tumörtillväxt eller parasitutveckling äventyras. Lådorna täckas, sedan infektionsmaterialet utplacerats och ev. komplettering av destillerat vatten utförts, med masonitskivor eller liknande. Sparsam vattning varannan eller var tredje dag, till en början mellan knölarna och, sedan groddarna uppnått en längd av omkring 10 mm., på knölarna, är tillräcklig för att hålla lämplig fuktighet. Utföres dessutom en andra infektion på samma sätt som den första 2—4 dygn efter denna, uppnås, om friska groddar användas, enligt erfarenheter från de senaste årens prövningar, praktiskt taget 100 % tumörfrekvens hos mottagliga sorter. (I de nedan beskrivna observationerna och försöken rörande förhållandet mellan potatiskräfta och rotfiltsjuka har endast en *Synchytrium*infektion kommit till användning, varför den genomsnittliga tumörfrekvensen är lägre). Efter 12—14 dygn ha på mottagliga, kraftigt reagerande sorter i regel tydliga tumörer utvecklats och dessa sorter kunna omedelbart utgallras. Resten av materialet bör observeras under ytterligare 14 dygn för att slutgiltigt kunna uppdelas i mottagliga och immuna sorter. Glesa primärinfektioner giva nämligen på mottagliga

sorter, i synnerhet om dessa äro av en svagare reaktionstyp, ej alltid upphov till tumörer av sådan storleksordning, att sorten redan efter en första parasitgeneration kan betecknas som säkert mottaglig. De under andra parasitgenerationen utvecklade tumörerna äro däremot så tydliga, att ur de kvarvarande sorterna, 24—28 dygn efter primärinfektionen, mottagliga sorter utan svårighet kunna särskiljas.

De i dessa växthusprövningar tumörfria potatissorter, som på ett senare, mera avancerat stadium i förädlingsarbetet visa sig odlingsvärda och avses att eventuellt släppas ut i marknaden, prövas ytterligare i fältförsök på starkt nedsmittad jord (Björling 1944), varvid fullständig frihet från kräftsvulster erfordras för ett slutgiltigt godkännande och klassificering som kräftimmun sort.

1. Antagonism mellan rotfiltsjuka och potatiskräfta.

Redan under de första åren av de svenska potatiskräftprövningarna i växthus gjordes den iakttagelsen, att i de mottagliga sorter, där icke samtliga infekterade groddar reagerade med tumörer, de tumörfria groddarna påfallande ofta voro angripna av rotfiltsjuka [*Rhizoctonia (Corticium, Pellicularia) solani*]. I en del fall företedde nämnda groddar typiska bruna frätsår (nekroser) orsakade av rotfiltsvampen; i andra fall kunde man med blotta ögat eller med lupp iakttaga parasitens mörkbruna, nätformade mycel på epidermis. Endast i mycket sällsynta fall observerades samtidig förekomst av *Rhizoctonia*nekroser och färska tumörer på en och samma grodd. Förekomsten av rotfiltsjuka groddar inom det prövade materialet varierade år från år, dock fortfarande med en stark antydan om särskilt hög frekvens inom gruppen tumörfria groddar hos mottagliga sorter. I början av år 1944 då potatismaterialet syntes vara förhållandevis starkt nedsmittat med rotfiltsjuka påbörjades en noggrannare registrering av fördelningen *Rhizoctonia*angripna groddar i samband med avläsningen av *Synchytrium*infektionerna. Denna registrering fortsattes även 1945, varefter samtliga för potatiskräfta mottagliga sorter uppdelades i fyra olika grupper med hänsyn till tumörfrekvenser och hälsotillstånd hos icke *Synchytrium*angripna groddar (Tab. 1).

Grupperna 1 och 2 omfatta de mottagliga sorter, i vilka efter infektionen intet annat parasitärt angrepp än kräfta och ej heller någon fysiogen skadegörelse på groddarna iakttagits. En hopslagning av dessa båda gruppers tumörfrekvenser ger en upplysning om metodikens procentuella infektionssäkerhet (87,8 ± 1,72 %) med ett fullt friskt utgångsmaterial. Av tumörfrekvensens fördelning i grupp 1 och 2 framgår, att med denna metodik är det icke sannolikt, att samtliga knölar inom en vid infektionstillfället mottaglig sort med alla behandlade groddar friska skulle kunna undslippa lyckade *Synchytrium*infektioner, varigenom sorten felaktigt komme att klassificeras som motståndskraftig. Förekomsten av friska, tumörfria groddar inom grupp 2 tyder på närvaron av felkällor liggande utanför pota-

Tabell. 1. *Tumörfrekvensen hos 279 mottagliga potatissorter infekterade med Synchytrium endobioticum.*

Grupp	Typ	Antal sorter med tumör %					Medel % lyckade infektioner	Summa sorter
		20	40	60	80	100		
1	Alla groddar med tumörer	—	—	—	—	55	100	55
2	Vissa groddar friska utan tumörer	—	4	10	26	—	71,0 ± 2,16	40
3	Vissa groddar rotfiltsjuka utan tumörer	17	36	33	13	—	48,5 ± 2,44	99
4	Vissa groddar skadade av andra orsaker än 3, utan tumörer ...	8	18	30	29	—	58,8 ± 2,48	85

mottaglig = susceptible, sort = variety, groddar = sprouts, vissa = certain, med = with, utan = without, rotfiltsjuka = stem cancer, skadade = damaged, andra orsaker än = other causes than.

tismaterialet, vilka antingen kunna bestå av ineffektivitet hos infektionsmaterialet eller av en för tidig uttorkning omkring den behandlade grodden under infektionsperioden, varigenom svärmsporernas rörelseförmåga kan inhiberas.

Grupp 3 omfattar de mottagliga sorter, i vilka en eller flera av de tumörfria groddarna företedde *Rhizoctonia*angrepp antingen i form av nekroser eller som enbart nätmycel på epidermis. Gruppen är den största inom det prövade mottagliga potatismaterialet och av sortsumman framgår, att virulent *Rhizoctonia*smitta dessa båda år förekom i 35,5 % av de undersökta mottagliga sorterna (summa 279). I sammanlagt 820 under 1944—45 prövade, tumörfria och som möjligen immuna betecknade sorter voro 381 (46,5 %) mer eller mindre infekterade av *Rhizoctonia*. I en del sorter voro flertalet eller alla groddar angripna. Skillnaden i *Rhizoctonia*frekvens mellan mottagliga och som möjligen immuna betecknade sorter kan emellertid icke tolkas som ett uttryck för att den sistnämnda kategorien skulle vara mera mottaglig för *Rhizoctonia*angrepp än den förstnämnda. Den högre frekvensen inom den »immuna» gruppen torde, med stöd av de i det följande framlagda iakttagelserna angående en hämmande inverkan av rotfiltsjuka på potatiskräfta, med största sannolikhet bero på att tumörutvecklingen hos en del mottagliga, starkt *Rhizoctonia*infekterade sorter helt undertryckts, varför dessa felaktigt klassificerats som möjligen immuna. Medelprocenten rotfiltsjuka inom hela potatismaterialet var 43,8 %, varigenom kan beräknas att omkring 2,5 % av samtliga prövade potatissorter på grund av ovannämnda felkälla under åren 1944—45 oriktigt infogats i

gruppen möjligen immuna sorter. Detta under förutsättning av en av kräftmottagligheten oberoende mottaglighet för rotfiltsjuka, vilket förhållande med hänsyn till den principiellt olikartade angreppstypen hos de båda sjukdomarna förefaller vara högst sannolikt.

Grupp 4 slutligen omfattar de mottagliga sorter, i vilka en eller flera av de tumörfria groddarna voro nekrobiotiska, mekaniskt skadade eller i enstaka fall bakterieangripna. Den förstnämnda termen betecknar en svart toppnekros, vilken enl. Dostal (1944) orsakas av en lokal brist på kalcium jämte ett överskott på tillväxtämnen. Även i denna grupp förekom en del friska, tumörfria groddar jämte ovannämnda skadade.

En jämförelse mellan grupperna med hänsyn till medelprocenten lyckade *Synchytrium*infektioner ger vid handen, att såväl grupp 3 som 4 uppvisar signifikativt lägre värden än grupp 1 och 2 vare sig dessa senare tagas för sig eller tillsammans ($p<0{,}001$). Även mellan grupp 3 och 4 föreligger en statistiskt tämligen säker skillnad ($p<0{,}01$). Att tumörfrekvensen hos sorter med mekaniskt skadade eller nekrobiotiska groddar (grupp 4) är lägre än hos sorter med friska groddar, är i och för sig icke ägnat att förvåna. De på detta sätt skadade groddarna voro i regel totalt hämmade i tillväxt och vävnaderna så förstörda, att den obligat. parasitiska *Synchytrium*svampen berövats det för utvecklingen nödvändiga, levande substratet. Större intresse tilldrar sig grupp 3, dels därför att tumörfrekvensen här är drygt 10 % lägre än i grupp 4, dels därför att de icke kräftangripna groddarna, som i regel voro i god växt endast partiellt företedde *Rhizoctonia*nekroser eller i många fall endast ytmycel av denna svamp. Härtill kommer den förut omnämnda observationen, att endast i mycket sällsynta fall färska *Synchytrium*tumörer och *Rhizoctonia*nekroser iakttagits på en och samma grodd. Samtidig förekomst av nekrobios (enl. Dostal) på huvudskottet och tumörer på en eller båda sidoskotten av samma grodd noterades däremot i åtskilligt flera fall. Dessa omständigheter pekade på möjligheten av en skillnad mellan den tumörinhiberande mekanismen hos fysiogent skadade och *Rhizoctonia*angripna groddar och ansågs motivera kombinerade infektionsförsök med potatiskräfta och rotfiltsjuka.

Ett första kombinerat infektionsförsök av enkel art utfördes 1945. 40 knölar av den kräftmottagliga sorten Early Puritan infekterades på vanligt sätt med potatiskräfta. På 20 av knölarna placerades kring de infekterade groddarna jämte *Synchytrium*materialet utskurna vävnadspartier av potatisstjälkar med färska *Rhizoctonia*angrepp. Vid avräkning av försöket 4 veckor senare funnos i sistnämnda, dubbelinfekterade grupp avsevärt flera tumörfria groddar än i den enbart *Synchytrium*infekterade (Tab. 2). Försökssiffrorna kunna emellertid icke anses representativa för en lyckad kombinerad infektion, då dels endast 8 av de 20 *Rhizoctonia*infekterade groddarna företedde säkra symptom av denna svamp, dels 2 av de tumör-

Tabell 2. *Kombinerat infektionsförsök med Synchytrium och Rhizoctonia 1945. Sort Early Puritan.*

Infektion	Antal knölar		Σ	χ_c
	Med tumörer	Utan tumörer		
Synchytrium	16	4	20	—
» + Rhizoctonia	7	13	20	—
Σ	23	17	40	6,55 *

försök = experiment, sort = variety, med = with, utan = without, antal = number, knölar = tubers.

fria groddarna i den enbart *Synchytrium*infekterade gruppen voro angripna av rotfiltsjuka. Detta anger att metodiken för *Rhizoctonia*infektionen var otillfredsställande och att potatismaterialet var partiellt infekterat med rotfiltsjuka före försökets början. Det korrigerade värdet på χ kvadrat är också tämligen osäkert, $(0{,}02 > p > 0{,}01)$ men dock av sådan art, att fortsatta försök med förbättrad metodik kunde anses motiverade.

Ett andra försök utfördes 1946 med 100 formalinbetade knölar av den kräftmottagliga sorten Up to date. Lämpliga groddar på 50 av knölarna infekterades med *Rhizoctonia*mycel i små agarkuber utskurna från i tillväxt varande renkulturer av svampen på växtskyddsanstaltens standardagar (glykos 25,00 g, KNO_3 5,00 g, KH_2PO_4 2,50 g, $MgSO_4$ 1,25 g, agar 15,00 g, i 1.000 cc vattenledningsvatten). Ett dygn senare utfördes kräftinfektioner på vanligt sätt på samtliga knölar. Försöksresultatet framgår av tabell 3. Inga rotfiltsjuka groddar observerades i den enbart *Synchytrium*infekterade gruppen. Endast 21 av de tumörfria groddarna i den Rhizoctonia*infekterade gruppen företedde symptom av denna sjukdom, vilket

Tabell 3. *Kombinerat infektionsförsök med Synchytrium och Rhizoctonia 1946. Sort Up to date. Knölarna betade.*

Infektion	Antal knölar		Σ	χ_c
	Med tumörer	Utan tumörer		
Synchytrium	37	9	46	—
» + Rhizoctonia	19	30	49	—
Σ	56	39	95	15,34 ***

försök = experiment, sort = variety, knölar = tubers, betade = dressed, antal = number, med = with, utan = without.

Tabell 4. *Kombinerat infektionsförsök med Synchytrium och Rhizoctonia 1948. Sort Magnum bonum.*

Infektion	Antal knölar		Σ	χ_c
	Med tumörer	Utan tumörer		
Synchytrium	28	2	30	—
» + Rhizoctonia	4	26	30	—
Σ	32	28	60	35,42 ***

försök = experiment, sort = variety, antal = number, knölar = tubers, med = with, utan = without.

tyder på att även i detta försök metodiken ej varit fullt tillfredsställande. Ett par nekrobiotiska groddar funnos inom båda grupperna och inalles 5 ruttna knölar, vilka senare icke medtagits vid beräkningen av försökets säkerhet. Värdet på χ kvadrat är signifikativt ($p < 0{,}001$) och anger, att den före *Synchytrium*infektionen utförda *Rhizoctonia*infektionen med säkerhet minskat groddarnas mottaglighet för potatiskräfta.

Ett tredje kombinerat infektionsförsök utfördes 1948 med 70 knölar av den kräftmottagliga sorten Magnum bonum. 40 infekterades med *Rhizoctonia*mycel i agar och 4 dygn senare, då samtliga så behandlade groddar voro kraftigt övervuxna med hyfer tillfördes *Synchytrium*sori på vanligt sätt till 30 *Rhizoctonia*infekterade och 30 obehandlade knölar. De 10 återstående förblevo under hela försöket enbart *Rhizoctonia*infekterade. Temperaturen varierade under försökstiden mellan 14° och 32° C. Slutavläsning skedde 26 dygn efter kräftinfektionen och resultatet är sammanställt i tabell 4.

Av tabell 4 framgår att tidigare erfarenheter rörande en inhiberande verkan av en *Rhizoctonia*infektion på en efterföljande *Synchytrium*infektion bekräftats. Differensen i tumörfrekvens mellan de båda grupperna är avsevärd och statistiskt säker ($p < 0{,}001$). Av försöket framgår vidare att den hämmande effekten av *Rhizoctonia*infektionen, trots dennas praktiskt taget fullständiga anslagskraft och täckning, ej varit total; på 13 % av de vid *Synchytrium*infektionen helt myceltäckta groddarna utvecklades dock tumörer.

Detta försök granskades dagligen med lupp för att om möjligt komma den tumörinhiberande mekanismen på spåren. Efter 9 dygn och, med blotta ögat, efter 12 dygn iakttogs på flera av de sedermera tumörfria groddarna inom den dubbelinfekterade gruppen svarta nekroser företrädesvis vid basen av skotten på själva stammen (Fig. 3), men också på de äldsta bladens yttersidor. Symptom av denna typ förekommo icke inom de enbart

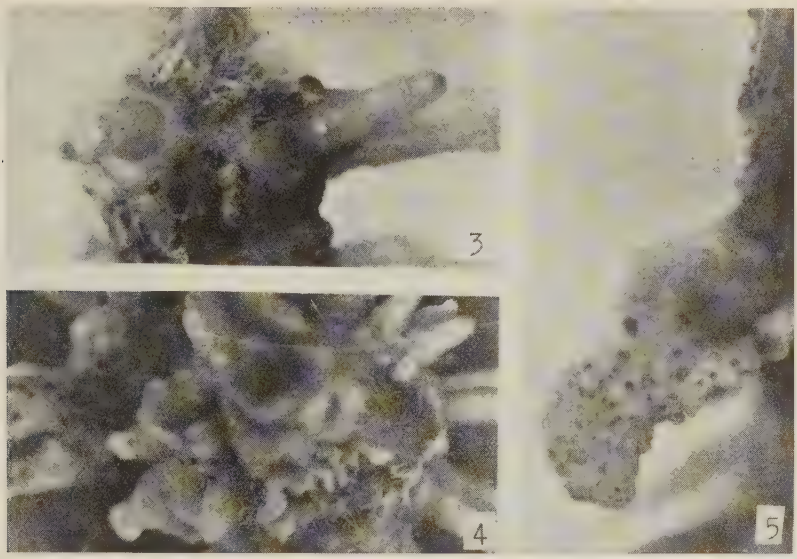

Fig. 3. Grodd av en mottaglig sort (Magnum bonum) infekterad med både *Rhizoctonia* och *Synchytrium*. Svarta mönsternekroser vid basen. Fig. 4—5. Groddar av samma sort infekterade endast med *Synchytrium*. I fig. 4 begynnande tumörbildning sedd uppifrån. I fig. 5 deformerat blad med mogna sori.

Fig. 3. Sprout of a susceptible variety (Magnum bonum) infected with both *Rhizoctonia* and *Synchytrium*. Black necroses in pattern at the base. Fig. 4—5. Sprouts of the same variety infected with only *Synchytrium*. In fig. 4 initiated formation of tumours, viewed from above. In fig. 5 deformed leaf with mature sori.

Synchytrium- eller enbart *Rhizoctonia*infekterade grupperna. Till utseendet avveko dessa svarta, en till ett par mm. stora och sedermera i oregelbundna mönster uppsprickande nekroser klart ifrån de rena, typiskt bruna *Rhizoctonia*frätsår, som uppträda på unga underjordiska potatisskott. De påminde däremot makroskopiskt och vid luppgranskning i hög grad om de kroniska aborteringssymptom, som uppkomma efter rena *Synchytrium*-infektioner på vissa kräftimmuna potatissorter.

På några av de dubbelinfekterade groddarna observerades vidare punktformiga, mörkbruna nekroser med en diameter av några tiondels mm. Dessa visade sig vid närmare granskning bestå av aborterande halvmogna sori (Fig. 6, 7). På något mer än hälften av de dubbelinfekterade och sedermera tumörfria groddarna noterades varken svarta nekroser av mönstertyp eller mörkbruna punktformiga. Flertalet av dessa groddar voro emellertid liksom några av de enbart *Rhizoctonia*infekterade helt överdragna av en kompakt, makroskopiskt synlig, brun hinna av *Rhizoctonia*hyfer. Även resten av de rotfiltsjukinfekterade groddarna voro åtminstone partiellt belagda med ett tämligen tätt nätverk av *Rhizoctonia*hyfer.

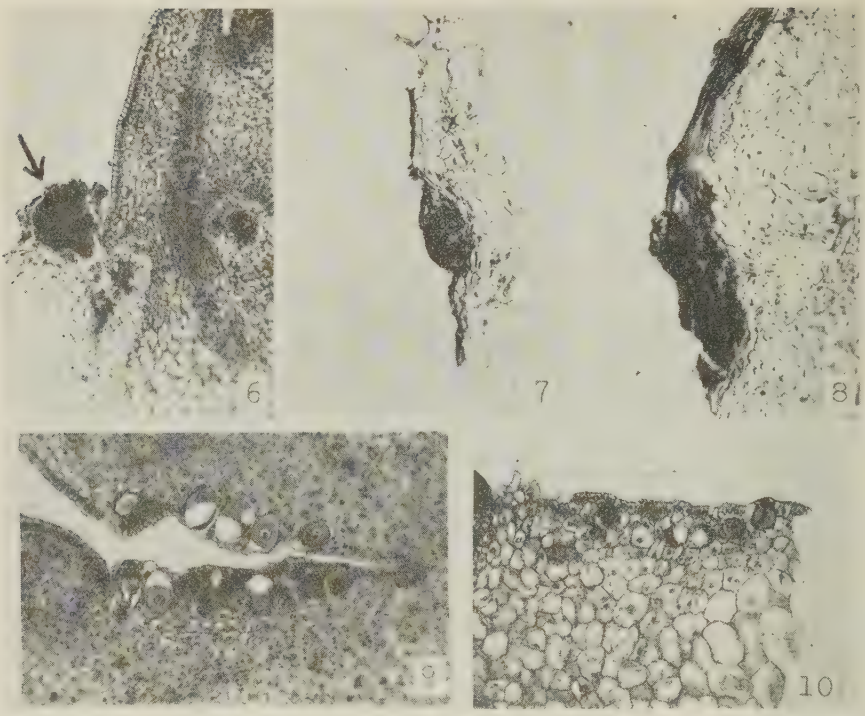

Fig. 6—8. Snitt genom dubbelinfekterade groddar. I fig. 6 vid pilen extramatrikal hyfsamling av *Rhizoctonia* och därunder aborterande sorus. Längre till höger en liknande sorus snittad tangentialt. I fig. 7 aborterande sorus i äldre vävnad. 8. Snitt genom större svart nekros. Fig. 9—10. Snitt genom groddar infekterade med endast *Synchytrium*. 9. Företrädesvis unga sori. 10. Vilsporer.

Fig. 6—8. Sections through double infected sprouts. In fig. 6 at the arrow an extramatical aggregate of *Rhizoctonia* hyphae and under it an aborting sorus. More to the right a similar sorus cut tangentially. In fig. 7 an aborting sorus in older tissue. 8. Section through a larger black necrose. Fig. 9—10. Sections through sprouts infected with only Synchytrium. 9. Preferably young sori. 10. Resting sporangia.

En histologisk granskning av snittade preparat, färgade med Heidenhains hämatoxylin visade, att i de punktformiga nekroserna förelåg en ofta återkommande intim kontakt mellan huvudsakligen extramatrikalt *Rhizoctonia*mycel och underliggande aborterande halvmogna sori. I en del fall iakttogs en tydlig anhopning av *Rhizoctonia*hyfer omedelbart utanför döda sori (Fig. 6). Även i några av snitten genom de svarta större mönsternekroserna kunde obetydliga och hopskrumpna rester av omogna sori och unga vilsporer observeras. I flertalet av dessa nekroser voro emellertid cellerna så starkt deformerade, att någon säker identifiering av värdväxt- och parasitvävnader icke längre var möjlig (Fig. 8).

Av ovannämnda kombinerade infektionsförsök och de histopatologiska iakttagelserna att döma, synes den inhiberande effekten av en *Rhizoctonia*-

infektion på en superinfektion av *Synchytrium* och den därpå i vissa fall följande sjukdomsbilden med nekroser vara av ganska komplicerad art och är sannolikt sammansatt av såväl ospecifika som specifika moment. Det förefaller troligt att den inhiberande effektens väsentligaste del är ospecifik och helt enkelt består av en förgiftning eller ett totalt förstörande av det för *Synchytrium*svampen livsviktiga substratet, de levande epidermiscellerna hos potatisgroddarna. Även extramatrikalt växande *Rhizoctonia*-hyfer påverka ogynnsamt underliggande värdväxtceller och döda dem pertofytiskt vid vissa betingelser, ett förhållande som tidigare beskrivits (Müller, 1924) och som även tydligt framgått av snittade preparat ur det föreliggande materialet av enbart *Rhizoctonia*infekterade groddar. Denna ospecifika effekt bör, om den är utsträckt till hela grodden utgöra ett verksamt hinder antingen mot *Synchytrium*infektioner över huvudtaget eller i varje fall mot den normala utvecklingen av inträngda kräftparasiter.

Beträffande utbildningen av nekroser synes det av de föreliggande iakttagelserna berättigat att antaga, att dessa huvudsakligen inträffa i de fall då en del *Synchytrium*infektioner lyckats i obetydligt störda eller helt oskadade värdväxtceller men icke fullbordats utan efter någon tid resulterat i aborterande, halvmogna sori eller vilsporer. Härvid är det möjligt att vissa av *Synchytrium*svampen dirigerade, på symptombilden inverkande, specifika moment i sjukdomsförloppet medspela. Dessa torde i så fall utgöras av cellulärpatologiska reaktioner i kringliggande värdväxtceller utlösta av de avdöende *Synchytrium*parasiterna och företeende vissa likheter med överkänslighetsreaktionerna i epidermiscellerna hos vissa motståndskraftiga potatissorter. Härigenom får även den makroskopiska likheten i nekrosernas utseende med de kroniska aborteringssymptomen hos dylika potatissorter en förklaring. Med hänsyn till den omgivande kompakta *Rhizoctonia*infektionens ogynnsamma inverkan på potatiscellernas vitalitet är det slutligen sannolikt att endast förhållandevis svaga och spridda nekrobiotiska reaktioner initierade av aborterande *Synchytrium*thalli erfordras för att utlösa omfattande nekroser i den omgivande försvagade cellmiljön.

2. Förhållandet mellan potatiskräfta och några andra potatissjukdomar.

Erfarenheterna från *Rhizoctonia*infektionens hämmande inverkan på *Synchytrium*utvecklingen framhävde önskvärdheten av att undersöka, huruvida en samtidig närvaro även av andra potatissjukdomar kan påverka potatiskräftans sjukdomsbild. Beträffande olika potatisvirosen var det a priori ej uteslutet att närvaron av ett eller flera vira kunde innebära en förskjutning i kräftresistensökande eller minskande riktning. Med tanke på kräftresistensens typ (överkänslighetsreaktion) föreföll det mest antagligt att förvänta en eventuell resistensökning hos virotiska mottagliga pota-

Tabell 5. *Infektionsförsök med Synchytrium på virusfria och virussmittade knölar av olika potatissorter.*

Sort	Virus	Reaktion + = tumörer — = inga »	Genomsnittlig tumörstorl. i mm efter 3 veckor
President (kräftmottaglig)	Frisk	+	3—6
	X	+	11—24
	Y	+	3—7
	Bladrull	+	2—6
Bintje (kräftmottaglig)	X	+	5—12
	Y	+	5—11
Birgitta (kräftmottaglig)	Frisk	+	10—21
	X	+	2—5
Karna (kräftmottaglig)	Y	+	1—4
	Y + bladrull	+	3—10
Ackersegen (kräftimmun)	Frisk	—	—
	X	—	—
Voran (kräftimmun)	Frisk	—	—
	Bladrull	—	—

försök = experiment, knölar = tubers, olika = different, sorter = varieties, inga = no, genomsnittlig = mean, storlek = size, efter = after, veckor = weeks, frisk = healty, bladrull = leaf roll.

tisplantor. Det motsatta förhållandet — övergång från motståndskraft till mottaglighet — hos virotiska, immuna potatisplantor syntes på förhand vara mycket mindre sannolikt.

Genom tillmötesgående från fil. dr D. Lihnell, Statens växtskyddsanstalt ställdes friska och virusinfekterade knölar av ett antal kräftmottagliga och kräftimmuna potatissorter till förfogande. Tio knölar av varje kategori infekterades två gånger med *Synchytrium*sori enl. angiven metodik. Försöket avslutades efter fyra veckor då tumörer utvecklats på samtliga knölar av mottagliga sorter, vare sig dessa voro virusinfekterade eller ej (Tab. 5).

Av tabell 5 framgår att virusinfektionen icke haft någon resistensändrande inverkan på de i försöket ingående potatissorternas kräftmottaglighet eller kräftimmunitet. De i några fall noterade skillnaderna i genomsnittlig tumörstorlek mellan friska och virotiska knölar av samma potatissort äro visserligen avsevärda, men gå i olika sorter i motsatta riktningar och kunna därför icke tolkas som direkta följder av en kräftresistensförskjutande inverkan av virusinfektionen utan äro snarare uttryck för en olikartad aktuell tillväxtenergi hos groddarna inom de olika kategorierna.

Jämsides med detta försök analyserades virusinnehållet i 20 stycken tumörfria knölar och 20 stycken knölar med tumörer utplockade ur ett

större med *Synchytrium* infekterat, starkt virotiskt parti av den kräftmottagliga sorten Magnum bonum. De från de 40 knölarna uppväxande plantorna företedde samtliga symptom av virus X. 5 eller möjligen 6 av plantorna från knölar med tumörer samt 4 av plantorna från den tumörfria gruppen visade dessutom symptom av virus Y. Saftympningar på tobak bekräftade att samtliga plantor voro infekterade med virus X och att 5 av tumörgruppens och 4 av den tumörfria gruppens dessutom hade virus Y. Skottympningar från några plantor ur vardera gruppen på sorten President visade frånvaro av virus B. Av denna analys framgår, att virosfrekvensen var praktiskt taget lika inom båda knölgrupperna och att den följaktligen varit utan betydelse för utvecklingen av *Synchytrium*tumörer i det ifrågavarande potatispartiet. Analysen bekräftar vidare observationerna från ovannämnda infektionsförsök med virotiska och virusfria knölar av olika potatissorter och ger tillsammans med resultatet från detta vid handen, dels att *Synchytrium*infektioner kunna försiggå obehindrat i mottagliga sorter infekterade med virus X, Y eller bladrull, dels att motståndskraften hos kräftimmuna sorter icke påverkas av virusinfektioner av X och bladrull.

Samtidiga normala infektioner av *Synchytrium endobioticum* (inducerade) och *Spongospora subterranea* (spontana) observerades på ett 10-tal plantor av sorten Magnum bonum 1948.

3. Finnas olika raser av Synchytrium endobioticum?

Som inledningsvis påpekats intager potatiskräftsvampen en särställning bland de växtpatogena svamparna i så måtto, att någon fysiologisk rasspecialisering inom arten, trots att denna fråga varit föremål för ingående studier i åtskilliga länder, icke har kunnat påvisas fram till 1942. Detta år kom ett uppseendeväckande meddelande (Braun 1942) att två, relativt likartade, nya raser uppträtt i Tyskland och Tjeckoslovakiet, angripande förutom de mottagliga, flertalet (59) av de dittills som kräftimmuna ansedda sorterna inom det tyska potatissortimentet. Några verifikationer och närmare upplysningar angående dessa rasers biologi och fortsatta utbredning kunde icke erhållas under rådande krigstid, men då uppgiften härstammade från en så välkänd institution som Biologische Reichsanstalt, Berlin-Dalhem ansågs den vara korrekt och med hänsyn till dess vittomfattande konsekvenser för sjukdomens bekämpande var en närmare granskning av nyupptäckta fall av potatiskräfta även i vårt land påkallad.

Under åren 1944—47 insamlades kräftmaterial från 16 olika nya kräftlokaler i södra och mellersta Sverige belägna i Skåne 8 (1944 nr I, IV; 1945 nr VI, VII, VIII, IX; 1946 nr XI, XII), i Småland 3 (1944 nr II; 1945 nr X; 1946 nr XII), i Västergötland 1 (1946 nr XIV), i Värmland 1 (1947 nr XVI),

Tabell 6. *Växthusprövningar av Synchytrium från 16 olika lokaler i södra och mellersta Sverige.* + *tumörer,* — *ej tumörer.*

År	1945					1946					1947				1948	
Lokal	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	IX	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI
Sort:																
Birgitta															+	+
Brita	+	+	+	+	+											
Early Puritan	+	+	+	+	+											
Early Rose	+	+	+	+	+											
Gloria	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Magnum bonum															+	+
President															+	+
Sharpes Victor	+	+	+	+	+											
Ackersegen																—
Arran Banner	—		—	—	—											
Dunbar Yeoman	—	—	—	-												
Erdgold															—	—
Irish Cobbler	—	—	-	—	-											
King George	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-
Majestic	—	(+)[1]	—	—	—	(+)[1]	—	—	—	—	—	—	—	—	-	—
Ostboote															·	—
Parnassia						—	—	-	—	-	—	-	-		—	—
Voran						-	—	-	-	—	—	-	-		·	—
Wekaragis															—	—

växthus = greenhouse, prövningar = tests, olika = different, lokaler = localities, södra = south, mellersta = central, år = year, sort = variety, enstaka = singel, små = small, mogna = mature, vilsporer = resting sporangia.

i Västmanland 2 (1944 nr III; 1947 nr XV) och i Gästrikland 1 (1944 nr V). Svampmaterialet från de olika lokalerna uppförökades separat och prövades påföljande år i växthus på ett testsortiment av kräftmottagliga och kräftimmuna sorter av något olika sammansättning olika år (Tab. 6). Potatissorterna ställdes till förfogande av Sveriges Utsädesförening, Svalöv, varigenom betryggande garanti för sortäkthet och sortrenhet erhölls. I regel infekterades 10 knölar av var sort med varje *Synchytrium*härstamning. Med undantag av några smärre tumörer innehållande mogna sori och vilsporer på den kräftimmuna sorten Majestic 1945 och 1946 reagerade

[1] Enstaka små tumörer med mogna sori och vilsporer.

hela det undersökta *Synchytrium*materialet fullt normalt med utveckling av kräftsvulster på mottagliga och angreppsfrihet på immuna sorter. På de båda fyndorter (Ryd, Lund), från vilka kräftmaterialet i växthus givit upphov till tumörer på sorten Majestic, utlades, samma år som prövningarna inomhus, fältförsök med det använda testsortimentet av potatis, varvid konstaterades att ifrågavarande sort trots stark kräftsmitta i jorden, på fältet förblev fullt fri från tumörer. Övriga sorter reagerade normalt.

Genom de utförda analyserna har sålunda icke någon heterogenitet med hänsyn till värdval kunnat konstateras inom det undersökta *Synchytrium*materialet. Då därjämte icke några fall av fältangrepp på immuna potatissorter ännu observerats i Sverige, torde det vara berättigat att påstå, att någon ny ras av *Synchytrium endobioticum* hittills icke uppträtt inom landet.

Sammanfattning.

De i föreliggande meddelande framlagda iakttagelserna äro i korthet följande. Siffrorna hänvisa till resp. kapitel.

1. Infektioner av rotfiltsjuka verka starkt hämmande på efterföljande infektioner av potatiskräfta. Den inhiberande effekten och den i vissa fall efterföljande symptombilden med nekroser tolkas som sammansatt av ospecifika moment — totala eller partiella cellförstöringar orsakade av *Rhizoctonia* — och specifika moment — nekroser utlösta av aborterande *Synchytrium*thalli.

2. Infektioner av virus X, Y och bladrull förändra icke resp. potatissorters kräftmottaglighet eller kräftimmunitet. *Synchytrium*svampens normala utveckling störes ej heller av samtidiga infektioner av *Spongospora subterranea.*

3. Analyser av *Synchytrium*materialet från nyupptäckta kräftlokaler under de senaste fyra åren samt iakttagelser från fältangreppen tala starkt emot närvaron av någon ny, med avvikande patogenitet försedd ras av *Synchytrium endobioticum* inom Sverige.

Summary.

Title of the report: *Contribution to the Knowledge of the Biology of the Potato Wart Fungus, Synchytrium endobioticum (Schilb.) Perc.*

In conjunction with the yearly tests of the resistance to wart disease of the Swedish breeding material of potato, some observations and some supplementary infection experiments have been made which illustrate certain features in the biology of the wart fungus.

1. Inhibiting effect of stem cancer on the development of potato wart.

In the routine tests the infection method of LEMMERZAHL (1930) has been used, modified in so far as the soil covering of the tubers has been superseded after infection by strips of wood or masonite. In this way a continuous study of the development of the tumours is made possible (Fig. 1), without the certainty of infection being affected. In those cases in which not all infected tubers of a susceptible variety reacted with tumours, the results were significantly lower when on or several of the tumour-free sprouts showed infection of *Rhizoctonia (Corticium) solani* (Tab 1). This led to combined infection experiments with *Rhizoctonia* and *Synchytrium* on different potato varieties susceptible to wart. These experiments show that a preceding *Rhizoctonia* infection has a marked inhibiting effect on the normal development of wart tumours (Tab. 2, 3 and 4). On some of the double-infected tumour-free sprouts there appeared black necroses, which later split up into patterns and which were strongly reminiscent of the symptoms of chronic *Synchytrium* abortion in varieties immune to wart (Fig. 3). On some other double-infected sprouts, dot-like dark brown necroses of aborting sori appeared (Figs. 6 and 7). Several of the tumour-free sprouts had no necroses but were covered with a close network of *Rhizoctonia* hyphae.

The tumour-inhibiting mechanism and the symptoms of necrosis which in some cases followed the double infection are thougt to be composed of both specific and non-specific processes. The non-specific process is considered to be released by *Rhizoctonia,* and may consist of a destruction of the epidermal cells of the potato sprouts which are necessary for the obligate development of the *Synchytrium* fungus. In those cases in which some *Synchytrium* infections have entered undamaged host cells and resulted in aborting sori and resting sporangia without being completed, it is possible that specific necrotic reactions, relased by the dying *Synchytrium* thalli, contribute to the development of the general symptom picture.

2.. The relation between potato wart and other potato diseases.

In a number of potato varieties both susceptible and immune to wart, *Synchytrium* infections in virus-free tubers and in tubers infected by virus X, Y or leaf roll showed that the virus infection has no influence either on the resistance or susceptibility of these varieties to wart. Tumours appeared on all tubers of susceptible varieties, whether these were virus infected or not. No tumours were found on immune varieties with or without virus (Tab. 5). Certain differences in the size of the tumours were observed between virus-free and virotic tubers of the same susceptible variety, but since these differences were not uniform in different varieties, they are not regarded as the result of direct virus influence on wart susceptibility

but rather as manifestations of varying degrees of growing energy in the sprouts of the different groups. — Concurrent normal tumours of *Synchytrium endobioticum* (induced) and *Spongospora subterranea* (spontaneous) were observed on plants of a susceptible variety (Magnum bonum).

3. The question of different strains of Synchytrium endobioticum.

The alarming report on the appearance in Germany and Czechoslovakia of two new strains of potato wart, attacking a large number of German potato varieties hitherto considered immune (Braun 1942), led to an analysis of the wart material from 16 new localities, discovered between 1944 and 1947 in southern and central Sweden. After cultivation separatly the material from different sources was tested in greenhouses the following year on a test assortment of susceptible and immune varieties (Tab. 6). With the exception of two cases of small tumours containing mature sori in the immune Majestic variety, the entire *Synchytrium* material reacted normally, with attacks on susceptible varieties but not on immune varieties. Field experiment with, among others, the Majestic variety in those localities where the *Synchytrium* material had given rise to greenhouse tumours on the said variety, showed that it remained completely free from tumours despite heavy wart contamination in the soil. The tests performed thus argue strongly against the presence in Sweden of some new strain of *Synchytrium endobioticum*.

Litteratur.

Björling, K. 1939. — Växtskyddsnotiser H. 6, p. 93—97.
—»—, 1944. — Ibid. H. 6, p. 81—84.
Dostal, R. 1944. — Phytopath. Zeitschr. 14, p. 484—496.
Holmberg, Ch. 1946. — Växtskyddsnotiser H. 1, p. 13—14.
Köhler, E. 1932. — Arb. Biol. Reichsanst. 19, p. 263—284.
—»—, 1936. — Zeitschr. Planzenkrankh. 46, p. 214—223.
Lemmerzahl, J. 1930. — Züchter 2, p. 288—297.
—»—, 1931. — Ibid. 3, p. 138—152.
Müller, K. O. 1924. — Arb. Biol. Reichsanst. 13, p. 197—262.
Roehmer, Fuchs, Isenbeck. — Die Züchtung resistenter Rassen der Kulturpflanzen. Berlin 1938, p. 40.